

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE, PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Markéta Kypťová

Diverzita a evoluční význam peří degradujících bakterií u ptáků

Diversity and evolutionary significance of feather-degrading bacteria in birds

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Mgr. Veronika Javůrková, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Jakub Kreisinger, Ph.D.

Praha 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a na základě konzultace se svou školitelkou a konzultantem a že veškeré použité literární zdroje řádně cituji. všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 14. května 2013.

Markéta Kypťová

Poděkování

Děkuji mé školitelce, Mgr. Veronice Javůrkové, Ph.D. za pomoc a její cenné rady při psaní této práce. Ráda bych také poděkovala celé své rodině za jejich obětavou podporu během celého mého studia.

Abstrakt

Ač byl tento fakt doposud opomíjen, tělní pokryv ptáků obývá široké spektrum bakterií, které dokáží jako substrát využívat keratin, základní stavební jednotku pera. Pokud se tyto keratinofilní, tzv. peří degradující bakterie (dále pak PDB) vymknou kontrole, může to vést k zásadním strukturálním změnám v opeření. Ty pak způsobují nositeli nemalé ztráty od omezení termoregulace, schopnosti letu, redukovanou expresi ornamentu, až po omezení reprodukčního úspěchu a celkového fitness jedince. Vzhledem k těmto skutečnostem je velmi pravděpodobné, že PDB vytvářejí silný selekční tlak na evoluci obranných mechanismů, jako je velikost a chemické složení uropygiální žlázy, deponace pigmentů do pera, či různé způsoby pelichání, které tento negativní vliv PDB eliminují. Tato bakalářská práce na základě dostupné literatury shrnuje jednak poznatky týkající se celkové diverzity a charakteristiky bakterií vyskytujících se v peří ptáků, tak také poukazuje na jejich vliv na kvalitu opeření a fitness jedince a shrnuje celkový význam mikroorganismů v evoluci životních strategií ptáků. V neposlední řadě bakalářská práce poukazuje na nedostatky a omezení současných studií a navrhuje koncepci pro budoucí směr výzkumu, zabývající se významem PDB a celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků.

Klíčová slova: mikroorganismy; host-parazit interakce; opeření; bakterie; uropygiální žláza; pigmenty; keratin; životní strategie

Abstract

Although to date this fact has been widely neglected, avian plumage is inhabited by a wide range of bacteria able to utilize keratin, the basic structural unit of feathers. If these keratinophilic, so called feather-degrading bacteria (hereafter FDB) get out of control, it can lead to significant changes in the plumage structural properties, resulting in impaired thermoregulation, flight performance, and expression of plumage ornaments. These may have significant consequences on reproductive success and overall fitness of individual. Based on these facts, it is hypothesized that PDB pose strong selective pressure lying behind the evolution of defense mechanisms such as size and chemical composition of uropygial gland, deposition of pigments into the feathers, or molting strategies that have been observed to eliminate the negative effect of FDB. The aims of this bachelor thesis are, on the basis of available literature, to summarize findings related to overall diversity and characteristics of plumage bacteria, to evaluate their effect on quality of plumage and individual fitness, and also to assess a role of microorganism in the evolution of different life-strategies in birds. Finally, this bachelor thesis points out the shortcomings of recent studies and proposes the concept for future research aimed on the general importance of FDB and overall plumage microbial assemblages in birds.

Key words: microorganisms; host-parasite interaction; plumage; bacteria; uropygial gland; pigments; keratin; life-history strategies

Obsah

| | |
|---|----|
| Úvod | 1 |
| 1. Charakteristika a diverzita mikroorganismů v peří ptáků | 2 |
| 1. 1. Bakterie v peří ptáků..... | 2 |
| 1.1.1. Peří degradující bakterie (PDB) | 2 |
| 1. 2. Mikroskopické houby v peří ptáků | 3 |
| 2. Funkce a význam PDB a celkového bakteriálního společenstva peří u ptáků | 4 |
| 3. Faktory ovlivňující mezi- a vnitro-druhové rozdíly v diversitě a množství PDB a celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků | 7 |
| 3.1. Mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v množství PDB a celkového bakteriálního společenstva na těle ptáků..... | 7 |
| 3.2. Mezipohlavní rozdíly v intenzitě bakteriální zátěže opeření..... | 8 |
| 3.3. Mezipohlavní rozdíly v diverzitě bakterií v peří | 9 |
| 3.4. Sezónní rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří..... | 10 |
| 3.5. Latitudinální rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří..... | 11 |
| 3.6. Vliv migrace na rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří | 11 |
| 4. Mechanismy eliminující negativní vliv PDB na kvalitu opeření | 12 |
| 4.1. Význam a funkce uropygiální žlázy..... | 12 |
| 4.1.1. Antibakteriální vlastnosti sekretů z uropygiální žlázy..... | 13 |
| 4.1.2. Vnitrodruhové a mezidruhové rozdíly ve vlastnostech sekretů urop. žlázy..... | 14 |
| 4. 2. Význam pigmentů v obraně peří před degradací způsobenou PDB..... | 15 |
| 4.2.1. Melaniny..... | 15 |
| 4.2.2. Psitakofulviny..... | 17 |
| 4.3. Další ochranné mechanismy eliminující negativní vliv PDB..... | 17 |
| 4.3.1. Pelichání..... | 17 |
| 4. 3. 2. Namravenčování | 19 |
| 4.3.3. Slunění..... | 19 |
| Závěr | 21 |
| Seznam použité literatury | 22 |
| Přílohy | 30 |

Seznam použitých zkratek a pojmů

- **PDB** = peří degradující bakterie
- **celkové bakteriální společenstvo peří** = veškeré nalezené bakterie v peří jedince, včetně PDB
- **„attached bacteria“** = na peří navázané stabilní bakteriální společenstvo, vytvářející strukturu odpovídající biofilmu. K jejich uvolnění z povrchu pera se využívá ultrazvuk, který dokáže společenstvo bakterií narušit
- **„free-living bacteria“** = volně žijící, na peří nenavázané bakterie. K jejich uvolnění z peří se používá pouze vortex a poté se centrifugací oddělí od zbytku suspenze
- **izolát bakterií** = skupina různých druhů bakterií izolovaných z živého organismu (zde z peří ptáků)
- **bakteriální kmen** = čistá bakteriální kultura jediného druhu, který se determinuje morfologicky či geneticky
- **„brightness“** =světlost zbarvení
- **UV reflektance** = odrazivost UV záření

Úvod

Peří je struktura, která u ptáků plní mnoho zásadních funkcí. Mezi ně patří především významná role v termoregulaci (Stettenheim 2000), vnitrodruhové i mezidruhové komunikaci (Andersson 1994; Wade a Shuster 2003) a v neposlední řadě také letu (Rayner 1988). Pro správnou funkci peří, je důležité, aby byl tělní pokryv ptáků udržován v dobré kondici. Jak z mnoha studií vyplývá, poškození peří snižuje schopnost tyto funkce plnit (Booth et al. 1993; Swaddle a Witter 1997; Ferns a Lang 2003; Williams a Swaddle 2003). To může vést až ke snížení reprodukčního úspěchu ptáků a tím i celkového fitness jedince (Pap et al. 2005). Přestože doposud byl negativní vliv na opeření ptáků přisuzován především přítomnosti ektoparazitů, jako jsou péřovky (Ischnocera) z řádu vši a všenek (Phthiraptera; Price et al. 2003) či roztoči (např. čmelíkovec jižní *Ornithonyssus bursa*; Burt et al. 1991). V poslední době se ukazuje, že kvalitu opeření mohou zásadně ovlivňovat také mikroorganismy, které se v peří přirozeně vyskytují, zejména bakterie degradující peří, kterým je v poslední době věnována velká pozornost (viz. např. Burt a Ichida 1999; Gunderson 2008). Je zde tedy důležitý předpoklad, že ptačí morfologie, chování a rozdílné životní strategie mohou být velkou měrou ovlivněny koevolučním vztahem mezi ptáky a mikroorganismy, tedy především PDB běžně se vyskytujícími v peří (viz. také Gunderson 2008).

V této práci bylo mým hlavním cílem shromáždit dosavadní výsledky a studie zabývající se PDB a jejich vlivem na ptačího hostitele. Konkrétně jsem se zaměřila především na faktory ovlivňující rozdíly v diversitě, množství a vlivu přítomnosti PDB a celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků. Poslední část bakalářské práce se pak zabývá studiemi, které se týkají obranných mechanismů, o kterých se předpokládá, že si je ptáci vytvořili jako odpověď na zatížení ze strany PDB. Velmi zásadní pro mne bylo poukázat na nedostatky současných studií a také na další možná témata zabývající se studiem PDB a bakterií v peří, která by pomohla objasnit a pochopit jejich důležitou roli v ptačí evoluci, ekologii a morfologii. Tímto shrnutím dosavadních prací se pokusím vysvětlit významem PDB a celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků a navrhnout koncepci pro budoucí výzkum zabývající se tímto zajímavým tématem.

1. Charakteristika a diverzita mikroorganismů v peří ptáků

1. 1. Bakterie v peří ptáků

S ohledem na schopnost létat a tedy i na vysoký stupeň ptačí disperze není překvapením, že bakteriocenózy vyskytující se v peří vykazují poměrně vysoký stupeň diverzity (Burt a Ichida 1999; Shawkey et al. 2005; Bisson et al. 2007, 2009; viz. také Tabulka 1). Mnozí autoři rovněž poukazují na to, že bakterie nalezené v peří ptáků lze rozdělit na 2 ekologicky odlišné typy bakterií: volně žijící bakterie (tzv. „free-living bacteria“) a na peří navázané bakterie (tzv. „attached bacteria“)(Burt a Ichida 1999; Saag et al. 2011a; Lucas et al. 2003; Kilgas et al. 2012). Studie zaměřené na bakteriální společenstva v půdě, vodě a sedimentech ukazují, že tzv. „free-living bacteria“ netvoří trvalé kolonie a většinou se v daném mikrohabitatů či substrátu vyskytují náhodně (např. Selje a Simon 2003). U ptáků se obvykle jedná o bakterie, které ulpí na jejich opeření samovolně při běžných aktivitách, nejčastěji spojených se sběrem potravy (Lucas et al. 2003). Na druhou stranu „attached bacteria“ jsou většinou ty, které jsou na daný typ substrátu a jeho využívání nějak adaptovány a vytváří tedy trvalé kolonie, rezistentní vůči narušení zvenčí, podobně jako společenstva vytvářející bakteriální biofilmy (Ozawa a Yamaguchi 1986). U ptáků v tomto případě patří mezi „attached bacteria“ také peří degradující bakterie (PDB), a právě studiu PDB je díky jejich schopnosti degradovat keratin, věnována v současnosti velká pozornost. Dále se v peří vyskytují bakterie schopné produkovat bakteriociny (viz. Přehled Tabulka 1), což jsou látky působící obdobně jako antibiotika, ale doposud jim nebyla věnována pozornost, kromě bakterií žijících symbioticky v uropygiální žláze (více se touto problematikou budu zabývat v kapitole o obranných mechanismech). Obecným předpokladem je, že bakterie produkující bakteriociny udělují ekologické výhody svému hostiteli, tím že mohou vytlačit své kompetitory, což mohou být bakterie ptákovi škodící (Strompfova et al. 2003). Tento předpoklad je velmi málo studován v přirozených podmínkách a proto je pro nás v podstatě neprobádaným fenoménem, který stojí za prozkoumání.

1.1.1. Peří degradující bakterie (PDB)

Jak již bylo naznačeno, PDB jsou polyfyletickou skupinou bakterií schopných rozkládat keratin, základní stavební jednotku pera (Burt a Ichida 1999; Lucas et al. 2003). I přesto, že schopnost PDB rozkládat keratin je poměrně unikátní (podrobný popis této schopnosti viz.

kapitola 2 – Funkce a význam PDB u ptáků), není jejich výskyt v peří ptáků nijak neobvyklý. PDB byly nalezeny u nejméně 150 druhů ptáků Severní Ameriky a Evropy náležících do 8 řádů (brodiví, vrubozobí, hrabaví, dlouhokřídlí, měkkozobí, svišťouni, šplhavci, pěvci; Burt a Ichida 1999; Whitaker et al. 2005; Reneerkens et al. 2008). To, nad čím se však donedávna polemizovalo, byla prevalence PDB mezi všemi bakteriemi přítomnými v peří ptáků. Burt a Ichida (1999) ve své pionýrské studii založené na čistě kultivačních metodách detekovali PDB pouze u 7,4% analyzovaných jedinců (134 jedinců 32 druhů z celkového počtu 1588 jedinců z 83 druhů ptáků). Nicméně, Whitaker et al. (2005) s využitím molekulárních technik našel mnohem vyšší incidenci PDB, které byly detekovány u 39% všech zkoumaných jedinců u 8mi nearktických druhů ptáků, u kterých dominoval *Bacillus licheniformis*, nejzkoumanější druh PDB, který se vyskytoval u více než 69% analyzovaných infikovaných jedinců. Tato prevalence už představuje poměrně vysoký podíl na to, aby PDB mohly vytvářet významný selekční tlak s typickými rysy host-parazit interakce, kdy dochází např. k tomu, že se daný parazit specializuje jen na určitý druh ptáka. Tato specializace byla ve stejné studii také prokázána, kdy na základě studia genetické diverzity *B. licheniformis* kultivovaného ze dvou druhů ptáků jasně vyplynulo, že se bakteriální kmeny *B. licheniformis* u obou druhů geneticky liší. Navíc, z devíti vzorků peří sýců amerických (*Aegolius acadicus*) pouze jeden nesl čtyři různé kmeny *B. licheniformis*, zatímco ostatních osm neslo pouze jeden kmen, čtyři z nich sdíleli stejný kmen. Podobně mezi 16ti drozdcí černohlavými (*Dumetella carolinensis*) byl dominantní kmen *B. licheniformis* nalezen na všech jedincích a pouze čtyři ptáci nesli dva různé kmeny. Z toho vyplývá druhová specifita vybraných PDB a to, že jedinci jsou většinou infikováni jedním dominantním kmenem rozšířeným u hostitele, jehož klony se šíří po celém opeření, a menším počtem dalších PDB či jejich kmenů, s kterými se v prostředí jedinci přirozeně setkávají. PDB se v peří nachází mnohem více druhů, ale nejvíce je pozornost věnována *B. licheniformis* (viz. přehled Tabulka 1), což je obrovská škoda a budoucí studie by se měly zabývat i jinými druhy PDB a jejich specificitou a významem pro ptačího hostitele.

1. 2. Mikroskopické houby v peří ptáků

Spolu s bakteriemi perzistují v peří a v hnízdech ptáků také společenstva mikroskopických hub (Apinis a Pugh 1967; Pugh a Evans 1970; Pugh 1972; Hubálek et al. 1973; Hubálek 1976, 1978, 2000). Bylo prokázáno, že mnoho z takto detekovaných druhů mikroskopických hub

může peří rozkládat. Deshmukh (2004) isoloval keratinofilní houby u 67 % jedinců z divoké populace holubů (*Columbia livia*). Podobně Kaul a Sumbali (1999) izolovali 14 druhů peří degradujících hub u komerčně chovaných kuřat kura domácího (*Gallus gallus f. domestica*). U některých druhů jako např. *Chrysosporium georgie* bylo zjištěno, že se specializuje na degradaci keratinu a může mít tedy významný vliv v degradaci peří u ptáků (El-Naghy et al. 1998). Podobně bylo u mnoha druhů hub prokázáno, že dokáží produkovat antimikrobiální sloučeniny, čímž mohou zásadně ovlivňovat výskyt a diverzitu bakterií v peří, což poukazuje na velký potenciál pro další výzkum. Přes veškeré tyto poznatky a předpoklady, není studiu mikroskopických hub či jejich interakci s PDB a ostatními bakteriemi v peří ptáků věnována dostatečná pozornost. Díky této omezenosti počtu studií a také vzhledem k zaměření mé bakalářské práce především na PDB, se nebudu problematikou významu mikroskopických hub v peří ptáků dále zabývat.

2. Funkce a význam PDB a celkového bakteriálního společenstva peří u ptáků

Jednou z nejpodstatnějších funkcí PDB je právě schopnost degradovat ptačí opeření. Obecně je tato schopnost mezi bakteriemi neobvyklá, protože v peří je obsaženo více než 90% β -keratinu (Onifade et al. 1998). β -keratiny jsou velice rigidní díky zesíleným hydrogenovým a disulfidickým vazbám v polypeptidickém řetězci, které tuto strukturu utváří pevnou a odolnou proti degradaci proteolytickými enzymy (Gupta a Ramnani 2006). Jak PDB rozkládají peří, není zcela objasněno, ale pravděpodobně tento proces zahrnuje dva kroky. V prvním z nich jsou redukovány disulfidické vazby β -keratinu, díky produkci disulfidických reduktáz a siřičitanů (Ramnani et al. 2005). V druhém kroku pak PDB produkují proteolytické keratinázy, specializující se na hydrolýzu keratinů, které rozbijí zbývající β -keratinové vazby (Gupta a Ramnani 2006). Tímto způsobem PDB dokáží jednotlivé mikrostruktury pera zcela degradovat, což bylo prokázáno především *in vitro* (Burt a Ichida 1999; Shawkey et al. 2003; Whitaker et al. 2005; Shawkey et al. 2007). Někteří autoři však výsledky těchto studií zpochybňují, jelikož je při nich využíván většinou jen jediný druh PDB, *B. licheniformis*, a množství bakteriálních buněk v médiu často překračují hodnoty, které neodpovídají situaci v přirozených podmínkách. Pouze jediná existující studie zkoumala, jestli *B. licheniformis* může degradovat peří *in vivo* (Cristol et al. 2005). Použili k tomu 2 druhy: kardinála červeného (*Cardinalis cardinalis*) a špačka obecného (*Sturnus vulgaris*), které chovali ve

venkovních voliérách, kde měli ptáci více času na péči o sebe než volně žijící jedinci. První experiment s kardinály byl prováděn v zimě, kdy byla nízká teplota a sucho, což není vhodné prostředí pro PDB. Toto období si vybrali, protože to bylo pár měsíců před hlavním pelicháním, kdy se v peří vyskytuje nejvíce PDB (Burt a Ichida 1999). V druhém experimentu se špačky se tomuto negativnímu faktoru na PDB chtěli vyhnout, provedli ho tedy v létě a ve voliére permanentně zvyšovali vlhkost. I když vytvořili vhodné podmínky pro růst *B. licheniformis*, ani v jednom z experimentů nenalezli žádné důkazy o degradaci opeření. Přes nedostatek experimentálních *in vivo* studií prokazujících přímý efekt PDB na degradaci opeření, existuje poměrně silná podpora pro negativní vliv PDB na ptačí fitness.

Bylo například prokázáno, že bakterie degradací peří snižují jeho tepelnou izolaci a tím způsobují u jedinců termální stres (Clayton 1999). Tyto změny společně se sníženými letovými schopnostmi (Stettenheim 1976; Moller et al. 2012) negativně působí na energetickou bilanci jedince a z toho vyplývá snížení tělesné hmotnosti, zejména v období vrcholu reprodukčního úsilí, kdy mají málo času na péči o své opeření. Podle nedávných výzkumů mají tyto negativní účinky na hostitele „attached bacteria“. Ty, jak bylo zmíněno výše, jsou méně citlivé na změny v chování hostitele a vytvořily si stabilní interakci s opeřením.

Několik studií dále prokazuje, že bakterie v peří ovlivňují především trade-off mezi rodičovskou péčí a údržbou opeření svých ptačích hostitelů, proto také mohou ovlivnit jeho reprodukční úspěch (Burt a Ichida 1999; Muza et al. 2000). Během rozmnožovacího období ptáci obecně investují méně do péče o sebe a také své opeření (Hails a Bryant 1979; Partridge a Harvey 1985). To může vést k nárůstu zatížení peří jak ektoparazity, tak mikroorganismy a následnému zhoršení kvality peří (Jacob et al. 1997; Burt a Ichida 1999; Merilä a Hemborg 2000). Lucas et al. (2005) manipulovali s velikostí snůšky a zkoumali efekt na trade-off mezi množstvím bakterií v peří a strukturou bakteriálního společenstva v peří špačka obecného. K tomu testovali *in vitro* degradaci peří. Zjistili, že zvětšením snůšky přibýlo i více „free-living bacteria“ v peří než u ptáků se zmenšenou snůškou. Naopak manipulace se snůškou neměla žádný efekt na „attached bacteria“. Zdá se tedy, že „attached bacteria“ jsou méně citlivé na změny v rodičovském úsilí než „free-living bacteria“, protože ty jsou obecně náchylnější k jakýmkoli změnám. Dále ukázali, že manipulace se snůškou výrazně změnila strukturu PDB společenstva, ale neměla efekt na abundanci bakterií v peří

ani na *in vitro* degradaci peří. Při zvětšení snůšky museli rodiče více času trávit sháněním potravy a díky tomu se změnila diverzita PDB společenstva. Na druhou stranu, Saag et al. (2011b) poukázali na pozitivní korelaci mezi „free living bacteria“ v peří a hmotností samic sýkory koňadry (*Parus major*), což naznačuje, že „free living bacteria“ mohou být spíše prospěšné než škodící ptačímu hostiteli. Nicméně je nutné další testování významu jak PDB, tak veškerých bakterií v peří na fitness a reprodukční úspěch jedince.

Další neméně významný vliv PDB na ptačí fitness je ten, že dokáže zásadně ovlivnit expresi sexuálně selektovaných signálů opeření (Shawkey et al. 2007; Gunderson et al. 2009). Shawkey et al. (2007) použili terénní a laboratorní metody založené na testování, zda salašník modrý s jasněji modrým strukturálním zbarvením peří nesl ve svém peří méně bakterií, než méně jasně zbarvený samci. Prokázali, že jedinci s jasnějšími barvami měli vyšší bakteriální zatížení než méně jasně zbarvení jedinci. V laboratoři pak zjistili, že PDB zvyšují „brightness“ tím, že snižují UV reflektanci barvy. Tyto změny v spektrálních vlastnostech peří mohou být způsobeny degradací kůry a houbovitou vrstvou strukturálně barevných barbul. Tento experiment poskytuje přímý důkaz o tom, že PDB mohou měnit strukturální zbarvení peří a to poukazuje na potenciální důležitost v sexuální signalizaci.

Gunderson et al. (2009) našli důkaz, že bakterie v peří ovlivňovaly samičí, ale ne samčí zbarvení opeření. Samice s více PDB měly méně výrazné zbarvení než samice s menším množstvím PDB. U samců byla nalezena pozitivní korelace mezi množstvím PDB a „brightness“, ale ne moc signifikantní, takže PDB nemění zbarvení u volně žijících samců. Tyto výstupy ale musí být interpretovány s opatrností, protože měli pouze málo vzorků peří a relativně nízkou bakteriální zátěž u znovu odchycených samců. Z toho lze vyvodit, že jak PDB, tak celkové bakteriální společenstvo mohou ptačího hostitele značně ovlivňovat, přesto je zde málo studií, které by se tím zabývali a tak je zde stále mnoho nejasností.

3. Faktory ovlivňující mezi- a vnitro-druhové rozdíly v diversitě a množství PDB a celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků

3.1. Mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v množství PDB a celkového bakteriálního společenstva na těle ptáků

Incidence PDB i celkového bakteriálního společenstva v peří ptáků se může zásadně lišit v závislosti na druhu a jeho potravních a životních strategiích. Burt a Ichida (1999) izolovali PDB z peří volně žijících ptáků a zjistili, že se PDB vyskytují nejčastěji u ptáků, kteří hledají potravu na zemi a nejméně často u ptáků, kteří se ve vzduchu živí hmyzem. Bakteriální mikroflóra peří se může lišit dokonce i mezi hostiteli, kteří sdílí stejný habitat, polohu hnízda a potravní preference. Což nám dokazuje studie porovnávající celkové množství bakterií v peří, která byla vyšší u sýkory koňadry než u lejska černohlavého (*Ficedula hypoleuca*) (Saag et al. 2011b). Vysvětlením může být stavba většího hnízda sýkorek, které obsahuje více materiálu posbíraného ze země, jelikož většina PDB se přirozeně vyskytuje v půdě (Wood 1995; Lucas et al. 2005). Míra kolonizace peří tak závisí na přímém kontaktu s klidovými stádii buněk bakterií v daném substrátu. Dalším vysvětlením těchto rozdílů je již zmíněná potravní strategie, kdy lejsek černohlavý loví potravu zásadně v letu, zatímco sýkory ji aktivně sbírají.

Také intenzita výskytu bakterií na těle ptáků se může značně měnit. Přestože se PDB vyskytují na hřbetě, vrchní části ocasu i křídlech, nejvíce jsou na ventrální straně těla, protože tato část je nejčastěji v kontaktu s půdou. Navíc jsou pera na ventrální části těla více mokrá než na hřbetní, díky častému kontaktu s vegetací a jejich vystavování přímému slunečnímu záření, které pravděpodobně množství PDB peří redukuje, je menší. Celkové množství i diverzita PDB na ventrální straně je díky těmto podmínkám, které příznivě působí na růst bakterií vyšší (Burt a Ichida 1999). V jiné studii ovšem došli k opačným výsledkům. Počet bakterií našli vyšší na dorzální než na ventrální straně těla sýkory koňadry. Tento jev vysvětlují tím, že sýkory používají žluté karotenoidní zbarvení na hrudi jako signál kvality jedince (Horak et al. 2001), proto je musí stále udržovat v dobré kondici a častěji potírat sekrety uropygiální žlázy, čímž pravděpodobně sýkory snižují množství bakterií na ventrální straně těla (Saag et al. 2011a). Podobné rozdíly mezi počtem bakterií na různých částech těla objevil Gunderson et al. (2009) u salašníka modrého (*Sialia sialis*). Ale výsledky Burt a

Ichida (1999) se zdají být více intuitivní, protože hlavní předpokládaným zdrojem nákazy PDB je pravděpodobně půda. Je však nutno zmínit, že se zaměřili jen na PDB, které reprezentují pouze část veškeré diverzity bakterií z peří (viz. Tabulka 1) a proto jejich studie nezahrnovala všechny typy bakterií.

Množství bakterií v peří může také souviset se socialitou druhu. Bylo prokázáno, že vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*) žijící ve větších koloniích mají více PDB než méně sociální jedinci patřící do stejného druhu (Moller et al. 2009).

3.2. Mezipohlavní rozdíly v intenzitě bakteriální zátěže v peří

Za obecnou zákonitost můžeme považovat fakt, že samice mají více bakterií v peří než samci, což dokazuje i studie na sýkoře koňadře a lejskovi černohlavém (Saag et al. 2011b). Podobně vyšší bakteriální zatížení u samic než u samců bylo nalezeno u špačka obecného (Lucas et al. 2005), u vlaštovky obecné (Moller et al. 2009) a u vrabce domácího (*Passer domesticus*), (Pap et al. 2010). Tyto pohlavní rozdíly mohou být způsobeny především tím, že samice vykonávají během období rozmnožování různé aktivity, jako je stavění hnízda, kdy hnízdní materiál sbírají ze země. Ta je pravděpodobně jedním z hlavních zdrojů PDB. Dále samice špačka i vlaštovky přenocují v budkách během období, kdy mají mláďata, kdežto samci nocují v korunách stromů (Moller et al. 2009).

Dalším důvodem pro mezipohlavní rozdíly v množství bakterií v peří mohou být dávány do souvislosti se sexuální selekcí. Obecně platí předpoklad, že sexuální selekce intenzivněji působí na samce, jelikož jsou obecně více signalizujícím pohlavím (Andersson 1994; Hamilton a Zuk 1982). Modely sexuální selekce zprostředkované parazity navrhuji, že samci s více propracovanými a intenzivněji signalizujícími sexuálními znaky budou parazitováni méně než samci s málo propracovanými znaky (Andersson et al. 1994; Shawkey et al. 2009). Při studiu tohoto předpokladu zaměřeného na PDB bylo u hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) prokázáno, že samice preferují jednak samce s červenějším opeřením, kteří mají méně PDB, oproti samcům se slabě červeným peřím a vyšším množstvím PDB. Zároveň samice tvořily sociální pár se samcem, jehož celkové množství bakterií v peří co nejvíce odpovídalo tomu, detekovanému v jejich opeření (Shawkey et al. 2009). Barva peří tedy může signalizovat nejen množství ektoparazitů, jak bylo prokázáno v mnoha studiích (např. Shawkey et al. 2007, 2009; Gunderson et al. 2009), ale také množství

PDB v peří potenciálních partnerů. Proto si samice vybírají samce s intenzivnějším barevným signálem opeření, u kterých je předpoklad, že jsou méně napadeni bakteriemi, aby nedocházelo jednak k přenosu bakterií na ně a na potomky a také aby předali potomkům samčí geny pro rezistenci vůči těmto bakteriím nacházejícím se v peří (Hamilton a Zuk 1982). Preference samic pro tyto kvalitněji zbarvené samce jim přináší ještě další výhodu, jelikož samci s méně degradovaným peřím (díky menšímu množství PDB v peří) a tedy lepší kondicí, přinášejí i více potravy mláďatům do hnízd (viz. např. Hill 2002).

Dalším příkladem parazity zprostředkované sexuální selekce může být studie na lejsku černohlavém (Ruiz-de-Castaeda et al. 2011), což je sexuálně dimorfní pěvec s bílými pásky na křídlech, skládajícími se z nemelanizovaných skvrn na jinak tmavě ohraničených letkách, které slouží při výběru partnera. Jelikož existuje předpoklad, že melaniny chrání pero proti degradaci PDB (Goldstein et al. 2004; Gunderson et al. 2008), měly by být tyto bílé nemelanizované skvrny na peří křídel více náchylné k degradaci PDB. Ruiz-de-Castaeda et al. (2011) ve své studii prokázali, že nemelanizované části letek lejska černohlavého podléhaly intenzivnější *in vitro* degradaci PDB než části melanizované a rychlost degradace nemelanizovaných částí byla vyšší u samců než samic. Naproti tomu, melanizované části pera nevykazovaly mezipohlavní rozdíly v rychlosti degradace PDB, což poukazuje na to, že tmavě zbarvené části per pravděpodobně nejsou pohlavně selektovány. Výsledky této studie jednak podpořily primární význam nemelanizovaných částí pera v sexuální selekci a rovněž poukazují na poměrně významnou roli PDB v selekci tohoto ornamentu u lejska černohlavého.

3.3. Mezipohlavní rozdíly v diverzitě bakterií v peří

Celkově lze říci, že samice vykazují menší diverzitu bakterií v peří oproti samcům, což je v protikladu s tím, že mají bakterií v peří více. Jednou z hypotéz vysvětlující nižší celkovou bakteriální diverzitu v peří samic je, že dominantní bakteriální druhy v peří samic potlačují celkovou bakteriální diverzitu v jejich opeření než je tomu u samců. Samice mají více dominantních druhů bakterií díky vyššímu kontaktu s půdou, například při stavbě hnízda a také jsou v době péče o snůšku obecně méně disperzní. To pak může vést k tomu, že dominantní bakteriální druhy vykompetují ty ostatní. Samci naopak mají méně dominantních druhů, protože jsou více disperzní a vyskytují se tak v prostředí s diverzifikovanější

mikroflórou. Navíc, jejich čas strávený péčí o potomky je nižší a tak se mohou více věnovat údržbě svého opeření aplikací sekretů uropygiální žlázy, které inhibují růst a abundanci dominantních především PDB bakterií (Shawkey et al. 2003), ale neomezují celkovou taxonomickou bohatost bakterií v jejich opeření (Saag et al. 2011b). Je zde ale důležité poukázat na to, že studie byly prováděny v době rozmnožování, kdy rozdíly vyplývají z rozdílných rolí samců a samic. Nikdo ovšem netestoval, zda nedochází ke změnám v rozdílech v mimo-hnízdním období.

3.4. Sezónní rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří

Výskyt PDB i ostatních bakterií v peří ptáků může značně varírovat v závislosti na období ročního cyklu jedince. Především v reprodukčním období dochází k nárůstu intenzity bakteriální zátěže. Jak již bylo zmíněno v předchozí kapitole, v období před kladením vajec se výskyt bakterií v peří sýkory koňadry zvyšuje, a to pravděpodobně v souvislosti s aktivitami spojenými se stavbou hnízda (Kilgas et al. 2012). Toto velké zvýšení množství bakterií v peří během stavění hnízda může být způsobeno zvýšeným kontaktem s půdou a různými rostlinami a zvířaty, od kterých hnízdní materiál pochází. Nebo také tím, že ptáci při stavění hnízda, nemají tolik času na to, aby se starali o své opeření (tzv. „self-maintenance hypothesis“; Hails a Bryant 1979; Partridge a Harvey 1985), což vede k nekontrolovanému nárůstu mikroorganismů v jejich opeření. Dalším důvodem může být to, že sýkory v mimohnízdním období nocují v dutinách, v kterých je vlhko a starý hnízdní materiál obsahující různé bakterie, s kterými přijdou sýkory do přímého styku. Díky tomu je pak na jaře v období stavby hnízda jejich peří více napadeno bakteriemi (Saag et al. 2011a).

Zajímavým zjištěním je i změna druhové bohatosti bakterií v závislosti na počtu hnízdění, kdy v druhém hnízdním období byla diverzita bakterií v peří vyšší než v prvním, zřejmě díky vyšší okolní teplotě během druhého hnízdění, které obvykle probíhá uprostřed léta (Saag et al. 2011a). U sýkory koňadry bylo také nalezeno vyšší množství bakterií v peří rodičů s menším počtem mláďat. Asi proto, že ptáci s větším bakteriálním zatížením jsou buď méně kvalitní jedinci, či mladí nezkušení ptáci, pro které je investice do péče o mláďata tak nákladná, že jim brání v možnosti pečovat o své vlastní opeření (Saag et al. 2011a).

3.5. Latitudinální rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří

Nejnovější studie ukazují, že mikroorganismy mají podobné biogeografické rozložení jako makroorganismy (viz. review Martiny et al. 2006), tj. mikrobiální diverzita se zvyšuje s nižší zeměpisnou šířkou (např. Staddon et al. 1998; Cho a Tiedje 2000; Schwalbach et al. 2005). Bisson et al. (2007) zjistili vyšší výskyt PBD *Bacillus subtilis* a *Xanthomonas* spp. v peří lesňáčka lejskovitého (*Setophaga ruticilla*) vyskytujícího se v tropech v mimohnízdním období v porovnání se vzorky peří lesňáčků z mírného pásu, v nichž našli jen jednu dominantní skupinu bakterií rodu *Pseudomonas* spp. Kromě geografických rozdílů v bakteriálním zatížení peří tito autoři také zjistili výrazný efekt typu habitatu, konkrétně u tropických oblastí, na diverzitu bakterií. Jedinci obývající vlhké habitaty (např. mangrove) měly vyšší abundanci hlavních taxonomických skupin bakterií než ty obydlující aridní oblasti.

Rovněž bakteriální diverzita vzorků půdy sebraných v tropech byla výrazně odlišná od vzorků pořízených v temperátu. Půdní vzorky z Marylau (38°45's.š., 76°42' v.d.) ukazují nižší diverzitu než vzorky z Jamajky (18 °02's.š., 77°57'z.d.). Tato studie je ovšem jediná, která se zabývá rozdíly mezi bakteriemi v peří tropických a temperátních druhů, proto je zde mnoho nezodpovězených otázek, na které je v budoucnu důležité se zaměřit. S latitudinálními rozdíly souvisí také migrace, kterou se zabývám v následujícím odstavci.

3.6. Vliv migrace na rozdíly v množství a diverzitě bakterií v peří

Ptačí migrace je děj, při kterém se ptáci přemisťují ze svých hnízdišť do zimovišť, které jim poskytují vhodnější podmínky, nejčastěji ve formě bohaté potravní nabídky. Jakýkoliv způsob migrace, ať už na krátké či velké vzdálenosti může být vhodným způsobem pro transport různých ptačích parazitů a patogenů a spouštěčem infekce těmito endoparasity a patogeny způsobené (Gylfe et al. 2000). Proto se předpokládá, že společenstvo bakterií v peří ptáků může být zásadně ovlivněno migračními strategiemi jednotlivých druhů ptáků. Je zřejmé, že migrující ptáci během svého přesunu navštěvují různé biotopy, které se mohou zásadně lišit svou bakteriální diverzitou a zátěží. Zvláště patrné to je u dálkových migrantů, kteří se pohybují napříč různými zeměpisnými šířkami. Díky tomu by mělo jejich peří nést intenzivnější bakteriální zátěž vykazující i vyšší diverzitu než rezidentní druhy ptáků, kteří žijí na stejném místě po celý rok (Bisson et al. 2009).

Nicméně jediné dvě studie zabývající se rozdíly v množství a diverzitě bakteriálního společenstva mezi migrujícími a rezidentními ptáky prokázaly opak, a to zvýšený výskyt PDB u rezidentních druhů ptáků, oproti druhům migrujícím (Bisson et al. 2009; Saag et al. 2011b). V obou těchto studiích argumentují tím, že: a) získávání mikroorganismů koreluje s chováním při shánění potravy, kdy zkoumané rezidentní druhy primárně shánějí potravu na zemi a tím jsou i v častějším kontaktu s půdou, kde se PDB vyskytují (Burt a Ichida 1999), oproti migrantům použitým v této studii, kteří se živí potravou lovenou především ve vzduchu; b) diverzita bakteriálního společenstva pozitivně koreluje s velikostí těla druhu či jedince. Velká velikost znamená větší tělní povrch a více peří, což znamená větší perní povrch, v kterém mohou být bakterie (Bisson et al. 2009). V této studii ovšem nezohlednili a nepřečetli množství bakterií na množství peří a velikost těla ptáka a proto nemůžeme brát jejich výsledky jako rozhodující. Toto téma poskytuje stále mnoho prostoru pro další studium.

4. Mechanismy eliminující negativní vliv PDB na kvalitu opeření

Jak bylo v předchozích kapitolách naznačeno PDB mohou mít zásadní negativní vliv na fitness ptačího hostitele. K vyloučení nebo snížení těchto negativních účinků PDB se u ptáků vyvinulo několik obranných mechanismů. Mezi ty nejvýznamnější patří například ošetřování peří sekrety uropygiální žlázy, namravenčování, slunění, popelení, deponace pigmentů do pera či samotné pelichání (viz. review Gunderson 2008). V následujících kapitolách se budu postupně zabývat jednotlivými obrannými mechanismy s podrobným vysvětlením jejich funkce a prokázanými efekty.

4.1. Význam a funkce uropygiální žlázy

Jedním z nejdůležitějších a nejvíce prozkoumaných obranných mechanismů před PDB je sekrece této žlázy mající i mnoho dalších funkcí. Její sekrety mohou sloužit k zajištění voděodolnosti ptačího opeření (Jacob a Zisweiler 1982; Giraudeau et al. 2010a), redukuje riziko predace tím, že změní své složení z monoesterů na diestery, které jsou méně nápadné pro čichem se orientující predátory (Reneerkens et al. 2002; Møller et al. 2010). Funkce uropygiální žlázy může ovlivnit také predaci ptáků dravci tím, že antimikrobiální sekrety snižují počet PDB a tak se mohou zlepšit letové schopnosti ptáků. Tato skutečnost byla potvrzena studií 56 ptačích druhů, které jsou kořistí jestřába lesního (*Accipiter*

gentilis)(Moller et al. 2010). Dále chrání peří před mechanickým opotřebením (Moreno-Rueda 2011), mohou ovlivňovat intenzitu zbarvení a celkový vzhled opeření, což je důležité především v oblasti vnitrodruhové vizuální komunikace (Lopez-Rull et al. 2010), a v neposlední řadě mohou sloužit jako chemické signály v ptačí intra- a inter-specifické komunikaci (Leclaire et al. 2011; Whittaker et al. 2011; Soini et al. 2007). Kromě těchto funkcí bylo prokázáno, že sekrety uropygiální žlázy dokáží zásadně regulovat počet ektoparazitů (Galván et al. 2008; Moreno-Rueda 2010), včetně mikroorganismů běžně se vyskytujících v peří (Jacob et al. 1997; Shawkey et al. 2003; Soler et al. 2008; Reneerkens et al. 2008; Moller et al. 2009).

4.1.1. Antibakteriální vlastnosti sekretů z uropygiální žlázy

Funkce uropygiálních sekretů jako antibakteriálních látek je jednou z těch, která je v poslední době studována a diskutována. V dnešní době známe tři způsoby, jak může výměšek uropygiální žlázy ovlivňovat PDB: a) výměšky uropygiální žlázy mohou vytvářet fyzikální bariéru, která zabrání přístupu PDB k povrchu peří (Reneerkens et al. 2008); b) oleje obsahující antimikrobiální látku, kterou mohou být krátké mastné kyseliny a alkoholy, tvořící výměšek s antimikrobiální aktivitou (Jacob a Zisweiler 1982; Jacob et al. 1997; Shawkey et al. 2003), c) látky antibiotické povahy (tzv. bakteriociny) produkováné bakteriemi rodu *Enterococcus* spp. (např. *Enterococcus faecalis*), které žijí symbioticky na povrchu uropygiální žlázy, mohou být pak aplikovány na peří spolu se sekretem této žlázy (Martin-Platero et al. 2006; Soler et al. 2008). Martin-Platero et al. (2006) ve své studii prokázali, že *Enterococcus faecalis* produkuje peptid bakteriocin ze skupiny enterocinů, který je účinný proti všem gram-pozitivním bakteriím a také proti některým gram-negativním kmenům. Jak bylo zkoumáno u evropského dudka chocholatého (*Upupa epops*) a také dudkovce stromového (*Phoeniculus purpurem*), produkce enterocinů je důležitým faktorem v hnízdní mikrobiologii, jelikož pomáhá udržovat hnízdní hygienu a ovlivňovat tak zdraví vajec i mláďat (Martin-Vivaldi et al. 2009).

Důležitá je také účinnost uropygiálních sekretů proti významnému druhu PDB, *B. licheniformis*. Ruiz-Rodriguez et al. (2009) zkoumali, jak keratolytické účinky *B. licheniformis* byly sníženy kmenem *E. faecalis* MRR10-3 a jeho bakteriociny, izolovanými z uropygiálních

žláz dudků. Byl nalezen výrazný pokles degradace peří jak v přítomnosti symbiotického *Enterococcus faecalis* tak samotných bakteriocinů tímto kmenem produkovanych.

Antimikrobiální aktivita uropygiálních sekretů proti PDB byla také testována u hýlů mexických. Výsledky ukazují, že tito ptáci mohou potlačit růst některých peří degradujících bakterií jejich vlastním uropygiálním sekretem (Shawkey et al. 2003).

Přestože *in vitro* studie podporují silný antimikrobiální potenciál sekretů uropygiální žlázy (Shawkey et al. 2003; Jacob et al. 1997). Výsledky studií *in vivo* jsou nejednoznačné. Nedávná studie ukázala, že u kachen divokých (*Anas platyrhynchos*), kterým byl zamezen přístup k uropygiální žláze, nebyly pozorovány výrazné účinky na celkové bakteriální nebo PDB zatížení v peří (Giraudeau et al. 2013). Vysvětlení, proč nesouhlasí tyto výsledky se studiemi *in vitro*, mohou být taková, že *in vitro* studie nadhodnotily baktericidní vlastnosti uropygiálních sekretů. Dalším důvodem může být, že odstranění těchto sekretů může působit pouze na malou část PDB a nebo že kachní sekret má jiné baktericidní vlastnosti než sekret pěvců (Giraudeau et al. 2013). Proto Czirjak et al. (2013) udělali pokus na pěvcích, konkrétně na vrabci domácím, kterému operativně odstranili uropygiální žlázu. Zjistili, že odstraněním uropygiální žlázy u samců vrabce nedošlo k žádné změně v zatížení PDB, ale výrazně to ovlivnilo celkové množství bakterií nacházejících se v peří. Další autoři potvrdily vliv sekretu uropygiální žlázy jak na PDB, tak na celkové bakteriální společenstvo v peří (Moyer et al. 2003; Giraudeau et al. 2010). To naznačuje, že sekrety uropygiální žlázy jsou potenciálně důležité jako mechanismy pro snížení bakteriálního zatížení peří.

4.1.2. Vnitrodruhové a mezidruhové rozdíly ve vlastnostech sekretů uropygiální žlázy

Složení uropygiální žlázy mnoha ptačích druhů je ovlivněno sezónními změnami a mezipohlavními rozdíly (Martin-Vivaldi et al. 2009; Shawkey et al. 2003.; Reneerkens et al. 2008). Martin-Vivaldi et al. (2009) prokázali, že sekret dudka chocholatého byl po celém peří tmavší a více páchnoucí u samic a jejich mláďat během hnízdní fáze, za primární funkce této změny je považována komunikace a antipredační chování. Výsledky studie na vlaštovce obecné ukázaly, že abundance peří degradujících bakterií se snižuje s rostoucí velikostí uropygiální žlázy a je ovlivněna pohlavím, samice měly více PDB než samci (Moller et al. 2009).

U strnadce zimního (*Junco hamalis*), žijícího v Severní Americe zkoumali sezónní změny organických složek sekretu. Tyto změny mohou mít mnoho funkcí, například tvoří obranu proti bakteriím a plísním nebo zápach, pomocí kterého se jedinci brání před predací (Soini et al. 2007).

V další studii zjistili, že během inkubace se u jespáka rezavého (*Calidris canutus*), na zemi hnízdícího pobřežního druhu, vytváří v hníždě teplé a vlhké mikroklima. Takové podmínky jsou příznivé pro růst PDB vyskytujících se v jejich peří. Jelikož se těsně před inkubací mění složení sekretů vylučovaných uropygiální žlázou jespáků a jiných pobřežních ptáků, existuje předpoklad, že je to právě díky obraně před zvýšenou zátěží ze strany PDB v tomto období. Zjistili, že se zvýšila rychlost degradace peří po odstranění vosků z peří (Reneerkens et al. 2008).

Dále je znám fakt, že peří je chráněno melaninovými pigmenty před mechanickým poškozením, ektoparazity jako jsou PDB (viz následující kapitola). Roulin (2007) zjistil, že čas věnovaný ošetřování peří výměšky uropygiální žlázy u sovy pálené (*Tyto alba*) klesá spolu s melanizací opeření. To poukazuje na trade-off mezi činnostmi napomáhajícími udržovat opeření v dobré kondici a jeho melanizací. Navíc u testovaných jedinců prokázal, že ptáci, kteří mají menší uropygiální žlázu, mají zároveň více pigmentované opeření, které ho pravděpodobně chrání před degradací PDB a eliminují tak čas a investice do produkce sekretů uropygiální žlázy. Tato interakce tedy poukazuje na důležitou roli PDB, které mohou ovlivňovat deponaci pigmentů do opeření a investice do velikosti a množství sekrece uropygiální žlázy.

4. 2. Význam pigmentů v obraně peří před degradací způsobenou PDB

4.2.1. Melaniny

Melaniny jsou pigmenty, které zodpovídají za většinu zbarvení od žlutě-rezavého až po černé. Tato barvená škála je zapříčiněna eumelaninovými a pheomelaninovými granuly, které jsou v peru rozvrstveny buďto v různém množství, čímž způsobují rozdíly v intenzitě tmavého zbarvení (McGraw 2006), nebo je rozdíl způsoben různým uspořádáním melaninových granulí v barbulách (Shawkey et al. 2006).

Peří s deponovanými melaniny má mnoho funkcí jako je např. termoregulace (Walsberg 1983), krypta (Zink a Remsen 1986) či sociální signalizace (Griffith et al. 2006).

Bylo také prokázáno, že zvýšená melanizace pero zpevňuje a zlepšuje jeho odolnost proti mechanickému opotřebení (Bonser 1995; Butler a Johnson 2004). Kromě toho, *in vitro* studie ukazují, že tmavé, melanizované peří více odolává i bakteriální degradaci než světlé, nemelanizované peří (Goldstein et al. 2004; Gunderson et al. 2008).

Selekce působí ve prospěch tmavého opeření v prostředí s vysokou relativní vlhkostí vzduchu, což bylo pozorováno Glogerem (1833). Glogerovo pravidlo popisuje barevnou variaci u 94% severoamerických druhů, které se potýkají se značnými klimatologickými rozdíly v relativní vlhkosti (Zink a Remsen 1986). Johnston a Selandaer (1971) ukázali, že se jedná o dynamický, evoluční vztah tím, že zdokumentovali změny v melaninovém zbarvení vrabce domácího, který se rozšířil do oblastí Spojených států a Kanady s vysokou relativní vlhkostí během posledních 150 let.

Je známo, že peří bývá tmavší v prostředích s relativně vysokou vlhkostí a světlejší v oblastech s nižší vlhkostí, protože tmavé, melanizované peří je více odolné před bakteriální degradací. Ta je problémem ve vlhkých lokalitách, kde bakterie prosperují. Burt a Ichida (2004) našli PDB *B.licheniformis* u strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*) jak v suché tak vlhké oblasti, ale PDB izolované z tmavého peří rozkládali peří rychleji a dokonaleji než izoláty ze světlého peří. Tyto výsledky poukazují na to, že strnadci z vlhkých oblastí jsou vystaveni silnému selektivnímu tlaku vyvíjejícímu ochranu před bakteriální degradací jejich opeření (Burt a Ichida 2004).

Dalším pozorovaným faktem je vliv různé koncentrace solí v prostředí na melanizaci opeření. Například při výzkumu strnadce mokřadního (*Melospiza georgiana nigrescens*), který žije ve slaných pobřežních bažinách, kde jsou hojné halofilní PDB, mají tmavší peří než jižní bažinný strnavec (*M. g. georgiana*), který žije v sladkovodních mokřadech, kde jsou bakterie méně časté (Peele et al. 2009). Rozdíly při porovnání tmavšího peří populací žijících ve slaných močálech se světleji zbarveným vnitrozemským příbuzenstvem byly pozorovány i u jiných druhů (Grinnell 1913) např. strnadce zpěvného (*Melospiza melodia*), chřástala dlouhozobého (*Rallus longirostris*) a chřástala královského (*Rallus elegans*), což naznačuje obecnou korelaci mezi PDB a tmavým degradaci odolávajícím peřím ptáků ze slaných mokřadů. Naproti tomu, Mahler et al. (2010) zkoumali, jestli je barevný polymorfismus samic vlhovce modrolesklého (*Molothrus bonariensis*) zbarvených od tmavě hnědé až po černou barvu způsoben selektivním tlakem ze stany PDB, který by měl přispívat k více

melanizovanému opeření, které je více chráněno před bakteriální degradací. Nenašli však rozdíly v bakteriálním zatížení a v aktivitě peří degradujících bakterií mezi subtropickou lokalitou, kde jsou přítomné samice vlhovce s polymorfním peřím a temperátní lokalitou, kde byly nalezeny pouze nevýrazně hnědé samice. Na obou lokalitách měli ptáci peří zatížené bakteriemi stejně a jejich opeření bylo v *in vitro* experimentu degradováno se stejnou intenzitou. Tyto výsledky nenacházející rozdíly v náchylnosti k degradaci pera mezi hnědým a tmavým peřím poukazují na to, že polymorfismus u samic vlhovců nevzniká jako obrana proti aktivitě PDB, ale nejspíše pod tlakem sexuální selekce (Mahler et al. 2010).

4.2.2. Psitakofulviny

Červená, oranžová a žlutá barva o peření papoušků (Psittaciformes) je produktem psitakofulvinů, což jsou syntetické pigmenty známé pouze u tohoto řádu ptáků. Burt et al. (2011) vystavili různě barevné papouščí peří *B. licheniformis* a zjistili, že peří s červenými psitakofulviny degraduje pomaleji než bílé peří, které postrádá melaniny. Modré peří, ve kterém je barva na bázi mikrostrukturně uspořádaného keratinu, vzduchu a melaninových granul a zelené peří, které kombinuje strukturální modré a žluté psitakofulviny, degradují v podobné míře jako červené a černé peří. Jediné žluté zbarvení degraduje rychleji než červené. Tyto rozdíly v rezistenci před bakteriální degradací jinak barevného peří naznačují, že barevné vzory v rámci skupiny papoušků se mohly vyvinout k rezistenci před bakteriální degradací kromě toho, že mají i zásadní roli v komunikaci.

4.3. Další ochranné mechanismy eliminující negativní vliv PDB

4.3.1. Pelichání

Pelichání je proces, při kterém dochází k náhradě poškozeného opeření za nové. Vyžaduje značné množství energie a času (např. Dawson et al. 2000), které by mohly být použity pro jiné funkce, a proto se pelichání zřídka překrývá s jinými nákladnými činnostmi v životním cyklu ptáků, jako je rozmnožování nebo migrace (Hemborg a Lundberg 1998). V poslední době se zdá, že se pelichání vyvinulo mimo jiné také jako odpověď na bakteriální zátěž ze strany PDB, protože se předpokládá, že díky pelichání dochází k celkové eliminaci jak ektoparazitů, tak také bakterií v peří včetně PDB (Burt et al. 1999).

Je známo, že jak migrující tak rezidentní druhy ptáků se mohou lišit ve způsobech pelichání, které se možná vyvinuli jako odpověď na selekční tlak vzniklý PDB a dalšími vlivy. Ptáci migrující na dlouhé vzdálenosti mají tendenci kompletně přepelichat v zimě (Barta et al. 2008), tím nahradí své zničené a bakteriemi napadené peří před migrací do temperátní hnízdní oblasti, kde je nezbytné vystavit peří s co nejlepšími ornamenty tzv. svatební šat. Ale jsou také migranti na dlouhé vzdálenosti, kteří pelichají v létě, kdy už mají hnízdní období za sebou nebo někteří pelichají dvakrát do roka, částečně na hnízdišti a pak na zimovišti. To by mohlo poukazovat na rozdíl oproti rezidentům, kteří zpravidla pelichají jen jednou za rok, a to ihned po vyhnízdění. Důsledkem toho může být, že migrující druhy potřebují eliminovat zvýšenou bakteriální zátěž z peří a proto taky pelichají vícrát za rok oproti rezidentům (de la Hera et al. 2010).

Naopak tropičtí ptáci mají různé strategie v pelichání a někdy dochází i k prolínání pelichání a hnízdění zároveň, což umožňuje prodloužení doby pelichání (Johnson et al. 2012).

Načasování a trvání pelichání může významně ovlivnit hmotnost peří (de la Hera et al. 2010), kvalitu struktury peří (Dawson et al. 2000) a výslednou expresi barev (Serra et al. 2007). Ptákům se zkrácenou dobou pelichání roste peří rychleji, ale produkují peří nižší kvality, a to pak může zapříčinit jeho horší strukturální vlastnosti (Dawson et al. 2000; Hall a Fransson 2000; Serra et al. 2007).

Giraudeau et al. (2010) testovali předpoklad, jestli pelichání slouží jako obranný mechanismus proti PDB na kachně divoké (*Anas platyrhynchos*). Opakovaně měřili množství všech kultivovatelných a PDB na stejných jedincích před, během a po pelichání. Nenašli žádný účinek ani na celkové kultivovatelné bakteriální společenstvo ani na PDB v peří. Tyto výsledky nesouhlasí s hypotézou o funkci pelichání jako obranného mechanismu, sloužícího k potlačení PDB zatížení. Burt a Ichida (1999) našli snížený výskyt FDB u pěvců po pelichání. Důvod tohoto nesouladu ve výsledcích může být to, že Giraudeau et al. (2010) použili polodivoké ptáky, kteří měli stále dostatek potravy a čelili menšímu predatornímu tlaku a tak mohli více investovat do chování udržujícího kvalitní opeření.

Podle dosavadních studií není jisté, že by se pelichání vyvinulo právě díky selekčnímu tlaku za strany PDB, ale můžeme se domnívat, že k tomuto ptačímu chování PDB přispěly velkou měrou. K potvrzení této domněnky, jsou zapotřebí další studie zabývající se koevolučním vztahem mezi PDB a pelicháním.

4. 3. 2. Namravenčování

Namravenčování (neboli „anting“) je proces, při kterém si ptáci buď natírají pomocí zobáku kyselinu mravenčí přímo z těl mravenců do peří (tzv. aktivní namravenčování) nebo dovolí mravencům se samovolně v opeření pohybovat (tzv. pasivní namravenčování) (Lunt et al. 2004), čímž dochází k pasivnímu uvolňování kyseliny mravenčí a mravenčích metabolitů na povrch kůže a per. Namravenčování bylo zaznamenáno u více než 160 druhů pěvců po celém světě (Chisholm 1959; Craig 1999). Nicméně v přírodě je pozorováno zřídka, možná proto, že vykonávané pohyby při aktivním namravenčování se podobají pohybům při potírání peří uropygiálním sekretem a pasivní namravenčování může vypadat jako popelení ptáků (Goodwin 1955; Potter 1970).

Jsou různé hypotézy vysvětlující toto chování. Například může namravenčování sloužit jako kontrola množství ektoparazitů nebo bakterií a hub (např. Hart 1997). Tyto hypotézy předpokládají, že chemické látky vylučované mravenci mají nějaký pozitivní vliv na ptáky (Lunt et al. 2004). Ptáci využívají obvykle mravence patřící k podčeledi Dolichoderinae nebo Formicinae. Formicini mají kyselinu mravenčí, která má mimo jiné i insekticidní účinky (Clayton 1999) a ve velkém množství může být až jedovatá (Piek 1986). Kromě toho, sekret z metapleurálních žláz mravenců má antibakteriální a fungicidní vlastnosti a proto aplikace mravenců může inhibovat růst bakterií a plísní na peří (Hart 1997). Potter a Hauser (1974) a Colahan (1981) si všimli, že namravenčování se vyskytuje nejčastěji v obdobích teplého, vlhkého počasí, kdy jsou podmínky pro růst bakterií a hub neoptimálnější. A také poukazují na fakt, že ptáci používají namravenčování výrazněji v průběhu nebo krátce po dešti. Domníváme se proto, že namravenčování patří k potenciálním obranným mechanismům, ale přímé experimentální testování tohoto předpokladu nebylo doposud provedeno.

4.3.3. Slunění

Slunění je nápadné chování, kterým se ptáci snaží udržet své opeření v dobré kvalitě. Bylo pro něj navrženo mnoho funkcí a nejvíce z nich souvisí právě s péčí o opeření. Blem a Blem (1993) navrhuje, že je to děj důležitý pro uschnutí peří a Moyer a Wagenbach (1995) zjistili, že slunění může vytlačit některé krevní ektoparazity. Simmons (1986) se domnívá, že slunění má důležitou roli i pro termoregulaci a syntézu vitamínu D v uropygiální žláze.

V neposlední řadě slouží vystavení peří slunečnímu záření k inaktivaci nebo inhibici bakteriální degradace peří (Burt a Ichida 1999; Muza et al. 2000).

Saranathan a Burt (2007) studovali efekt slunečního záření (v rozmezí vlnových délek 280-750nm) na růst *B.licheniformis*, který aplikovali na peří husy veliké (*Anser anser*) a vystavili ho slunečnímu záření. Přítomnost *B.licheniformis* byla redukována u peří exponovaného slunečnímu záření v porovnání s peřím, u kterého bylo sluneční záření omezeno. Z toho můžeme usoudit, že slunění je jedním z obranných mechanismů redukujících množství PDB. Toto tvrzení je rovněž v souladu s dřívějšími poznatky, že výskyt PDB u volně žijících ptáků je nižší během léta než na podzim a v zimě (Burt a Ichida 1999).

Závěr

PDB zřejmě hrají důležitou roli v evoluci barvy opeření, kdy mohou mít vliv na barevný polymorfismus, či na evoluci zbarvení způsobené psitakofulviny u papoušků, které jak se ukazuje, se mohlo vyvinout také právě díky tlaku ze strany PDB. Dále se ukazuje, že ovlivňují úroveň exprese sexuálně selektovaných znaků opeření, načasování a systémů pelichání, chemické složení a velikost uropygiální žlázy, evoluci komfortního chování a mnoho dalších. Je zřejmé, že pro ptáky je velmi důležité zdokonalovat své mechanismy eliminující působení PDB zmíněné v poslední kapitole, které pomáhají jedinci lépe prosperovat a mít vyšší fitness. Současné důkazy tedy naznačují, že bakterie v peří hrají důležitou roli ve formování životních strategií u volně žijících ptáků, a proto by se další studie měly zaměřit na výzkum interakce právě mezi volně žijícími ptáky a PDB. Tyto další experimenty je potřeba provést tak, aby se dalo regulovat vystavení ptáků podmínkám jako je světlo a vlhkost. Dále je zapotřebí provést více studií *in vivo*, aby nedocházelo ke zkresleným výsledkům. V neposlední řadě je nutno se zaměřit na detekci celkového bakteriálního společenstva molekulárními metodami aby nedocházelo k podhodnocování výsledků, které můžeme vidět u kultivačních metod, které umožní detekovat jen omezené množství přítomných bakterií v bakteriálních izolátech získaných z peří jedinců.

Dále je nutno podotknout, že i ostatní bakterie neschopné degradovat keratin mohou ovlivnit kvalitu pera, jelikož mohou to být potenciální patogeny nebo mutualisty, produkující bakteriociny. V současnosti totiž není jisté, jakou funkci tyto ostatní bakterie v ptačím peří plní, a proto je potřeba se jimi v budoucím výzkumu více věnovat. Stejně tak je nutné testovat i účinky aktivit jiných PDB než jen *B.licheniformis*, který se může lišit v porovnání s ostatními PDB. I studie dělané právě na *B.licheniformis* nejsou zcela věrohodné, protože ve většině případů jde o studie *in vitro*, v kterých není možné dosáhnout působení bakterií odpovídající přirozeným podmínkám prostředí. Dalším důvodem nepřesných výsledků je fakt, že bakterie spolu interagují a pokud je v experimentu použita pouze čistá kultura *B.licheniformis* její růst a schopnost degradace se mohou velmi lišit, od situace kdy se nachází v bakteriálním společenstvu, kde může docházet ke kompetici o zdroje mezi samotnými bakteriemi nebo bakteriemi a houbami, které se v peří také nacházejí. Dosud žádná studie se nezabývá efektem mikroskopických hub v peří ptáků na ostatní bakteriální společenstvo v peří, nebo na jejich vliv na kvalitu opeření a jiné fenotypové charakteristiky. Je tedy zřejmé,

že vztahy mezi mikroskopickými houbami, PDB a ostatními bakteriemi v peří ptáků jsou neprobádané a připravené pro budoucí výzkum.

Přehled použité literatury

1. Andersson, S., and Andersson, M. (1994). Tail Ornamentation, Size Dimorphism and Wing Length in the Genus *Euplectes* (ploceinae). *AUK* 111, 80–86.
2. Barta, Z., McNamara, J.M., Houston, A.I., Weber, T.P., Hedenstrom, A., and Fero, O. (2008). Optimal moult strategies in migratory birds. *Philos. Trans. R. Soc. B-Biol. Sci.* 363, 211–229.
3. Benskin, C.M.H., Wilson, K., Jones, K., and Hartley, I.R. (2009). Bacterial pathogens in wild birds: a review of the frequency and effects of infection. *Biological Reviews* 84, 349–373.
4. Bisson, I.-A., Marra, P.P., Jr, E.H.B., Sikaroodi, M., and Gillevet, P.M. (2007). A Molecular Comparison of Plumage and Soil Bacteria Across Biogeographic, Ecological, and Taxonomic Scales. *Microb Ecol* 54, 65–81.
5. Bisson, I.-A., Marra, P.P., Jr, E.H.B., Sikaroodi, M., and Gillevet, P.M. (2009). Variation in Plumage Microbiota Depends on Season and Migration. *Microb Ecol* 58, 212–220.
6. Blanco, G., Frías, O., Garrido-Fernández, J., and Hornero-Méndez, D. (2005). Environmental-induced acquisition of nuptial plumage expression: a role of denaturation of feather carotenoproteins? *Proc. R. Soc. B* 272, 1893–1900.
7. Blem, C., and Blem, L. (1993). Do Swallows Sunbathe to Control Ectoparasites - an Experimental Test. *Condor* 95, 728–730.
8. Bonser, R. (1995). Melanin and the Abrasion Resistance of Feathers. *Condor* 97, 590–591.
9. Booth, D., Clayton, D., and Block, B. (1993). Experimental Demonstration of the Energetic Cost of Parasitism in Free-Ranging Hosts. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 253, 125–129.
10. Burt, E.H. (2009). A future with feather-degrading bacteria. *J. Avian Biol.* 40, 349–351.
11. Burt, E.H., and Ichida, J.M. (1999). Occurrence of feather-degrading bacilli in the plumage of birds. *AUK* 116, 364–372.
12. Burt, E.H., and Ichida, J.M. (2004). Gloger's rule, feather-degrading bacteria, and color variation among song sparrows. *Condor* 106, 681–686.
13. Burt, E.H. Jr, Chow, W., Babbitt, G.A. (1991) Occurrence and demography of mites of tree swallow, house wren, and eastern bluebird nests. In: Loye, J.E., Zuk, M. (Eds.) *Bird-Parasite Interactions: Ecology, Evolution, and Behaviour*, Oxford University Press, Oxford, pp 104–122

14. Burt, E.H., Schroeder, M.R., Smith, L.A., Sroka, J.E., and McGraw, K.J. (2011). Colourful parrot feathers resist bacterial degradation. *Biol. Lett.* 7, 214–216.
15. Butler, M., and Johnson, A.S. (2004). Are melanized feather barbs stronger? *J. Exp. Biol.* 207, 285–293.
16. Clayton, D.H. (1999). Feather-busting bacteria. *AUK* 116, 302–304.
17. Colahan, B. (1981). Anting in the Cape-White-Eye. *Ostrich* 52, 186–186.
18. Craig, A. (1999). Anting in Afrotropical birds: a review. *Ostrich* 70, 203–207.
19. Cristol, D.A., Armstrong, J.L., Whitaker, J.M., and Forsyth, M.H. (2005). Feather-degrading bacteria do not affect feathers on captive birds. *AUK* 122, 222–230.
20. Czirjak, G.A., Pap, P.L., Vagasi, C.I., Giraudeau, M., Muresan, C., Mirleau, P., and Heeb, P. (2013). Preen gland removal increases plumage bacterial load but not that of feather-degrading bacteria. *Naturwissenschaften* 100, 145–151.
21. Dawson, A., Hinsley, S.A., Ferns, P.N., Bonser, R.H.C., and Eccleston, L. (2000). Rate of moult affects feather quality: a mechanism linking current reproductive effort to future survival. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 267, 2093–2098.
22. Deshmukh, S.K. (2004). Keratinophilic fungi on feathers of pigeon in Maharashtra, India. *Mycoses* 47, 213–215.
23. Ferns, P.N., and Lang, A. (2003). The value of immaculate mates: Relationships between plumage quality and breeding success in shelducks. *Ethology* 109, 521–532.
24. Grinnell, J. 1913. The species of the mammalian genus *Sorex* of west-central California with a note on the vertebrate palustrine fauna of the region. University of California Publications in Zoology 20:179–205.
25. Giraudeau, M., Duval, C., Guillon, N., Bretagnolle, V., Gutierrez, C., and Heeb, P. (2010a). Effects of access to preen gland secretions on mallard plumage. *Naturwissenschaften* 97, 577–581.
26. Giraudeau, M., Czirjak, G.A., Duval, C., Guitierrez, C., Bretagnolle, V., and Heeb, P. (2010b). No detected effect of moult on feather bacterial loads in mallards *Anas platyrhynchos*. *J. Avian Biol.* 41, 678–680.
27. Giraudeau, M., Czirjak, G.A., Duval, C., Bretagnolle, V., Gutierrez, C., Guillon, N., and Heeb, P. (2013). Effect of preen oil on plumage bacteria: An experimental test with the mallard. *Behav. Processes* 92, 1–5.
28. Goldstein, G., Flory, K.R., Browne, B.A., Majid, S., Ichida, J.M., and Burt, E.H. (2004). Bacterial degradation of black and white feathers. *AUK* 121, 656–659.
29. Griffith, S.C., Parker, T.H., and Olson, V.A. (2006). Melanin-versus carotenoid-based sexual signals: is the difference really so black and red? *Anim. Behav.* 71, 749–763.

30. Gunderson, A.R., Frame, A.M., Swaddle, J.P., and Forsyth, M.H. (2008). Resistance of melanized feathers to bacterial degradation: is it really so black and white? *Journal of Avian Biology* 39, 539–545.
31. Gunderson, A.R., Forsyth, M.H., and Swaddle, J.P. (2009). Evidence that plumage bacteria influence feather coloration and body condition of eastern bluebirds *Sialia sialis*. *Journal of Avian Biology* 40, 440–447.
32. Gupta, R., and Ramnani, P. (2006). Microbial keratinases and their prospective applications: an overview. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 70, 21–33.
33. Gylfe, A., Bergstrom, S., Lunstrom, J., and Olsen, B. (2000). Epidemiology - Reactivation of *Borrelia* infection in birds. *Nature* 403, 724–725.
34. Hails, C.J., and Bryant, D.M. (1979). Reproductive Energetics of a Free-Living Bird. *Journal of Animal Ecology* 48, 471–482.
35. Hall, K.S.S., and Fransson, T. (2000). Lesser Whitethroats under time-constraint moult more rapidly and grow shorter wing feathers. *J. Avian Biol.* 31, 583–587.
36. Hamilton, W., and Zuk, M. (1982). Heritable True Fitness and Bright Birds - a Role for Parasites. *Science* 218, 384–387.
37. Hemborg, C., and Lundberg, A. (1998). Costs of overlapping reproduction and moult in passerine birds: an experiment with the pied flycatcher. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43, 19–23.
38. De la Hera, I., Perez-Tris, J., and Telleria, J.L. (2010). Relationships among timing of moult, moult duration and feather mass in long-distance migratory passerines. *J. Avian Biol.* 41, 609–614.
39. Hill, G.E., Inouye, C.Y., and Montgomerie, R. (2002). Dietary carotenoids predict plumage coloration in wild house finches. *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 269, 1119–1124.
40. Horak, P., Ots, I., Vellau, H., Spottiswoode, C., and Moller, A.P. (2001). Carotenoid-based plumage coloration reflects hemoparasite infection and local survival in breeding great tits. *Oecologia* 126, 166–173.
41. Hubálek, Z., Balat, F., Tuskova, I., and Vlk, J. (1973). Mycoflora of Birds Nests in Nest-Boxes. *Mycopathologia Et Mycologia Applicata* 49, 1–12.
42. Hubálek, Z. (1976). Seasonal Distribution of Fungi on House Sparrows. *Transactions of the British Mycological Society* 66, 509–516.
43. Cho, J.C., and Tiedje, J.M. (2000). Biogeography and degree of endemism of fluorescent *Pseudomonas* strains in soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 5448–5456.

44. Jacob, J., Eigener, U., and Hoppe, U. (1997). The structure of preen gland waxes from pelecaniform birds containing 3,7-dimethyloctan-1-ol - An active ingredient against dermatophytes. *Z.Naturforsch.(C)* 52, 114–123.
45. Jacob, J. and Zisweiler, V. 1982. The uropygial gland. / In:Farner, D. S., King, J. R. and Parkes, K. C. (eds), *AvianBiology*. Vol. 6. Academic Press, New York, pp. 199/314.
46. Johnson, E.I., Stouffer, P.C., and Bierregaard, R.O. (2012). The phenology of molting, breeding and their overlap in central Amazonian birds. *J. Avian Biol.* 43, 141–154.
47. Johnston, R., and Selander, R. (1971). Evolution in House Sparrow .2. Adaptive Differentiation in North American Populations. *Evolution* 25, 1–&.
48. Kilgas, P., Saag, P., Maegi, M., Tilgar, V., and Maend, R. (2012a). Plumage bacterial load increases during nest-building in a passerine bird. *J. Ornithol.* 153, 833–838.
49. Kilgas, P., Saag, P., Maegi, M., Edenberg, M., Tilgar, V., and Maend, R. (2012b). Variation in Assemblages of Feather Bacteria in Relation to Plumage Color in Female Great Tits. *Condor* 114, 606–611.
50. Leclaire, S., Merckling, T., Raynaud, C., Giacinti, G., Bessiere, J.-M., Hatch, S.A., and Danchin, E. (2011). An individual and a sex odor signature in kittiwakes? Study of the semiochemical composition of preen secretion and preen down feathers. *Naturwissenschaften* 98, 615–624.
51. Lopez-Rull, I., Pagan, I., and Macias Garcia, C. (2010). Cosmetic enhancement of signal coloration: experimental evidence in the house finch. *Behav. Ecol.* 21, 781–787.
52. Lucas, F.S., Broennimann, O., Febbraro, I., and Heeb, P. (2003). High diversity among feather-degrading bacteria from a dry meadow soil. *Microb. Ecol.* 45, 282–290.
53. Lucas, F.S., Moureau, B., Jourdie, V., and Heeb, P. (2005). Brood size modifications affect plumage bacterial assemblages of European starlings. *Mol. Ecol.* 14, 639–646.
54. Lunt, N., Hulley, P.E., and Craig, A. (2004). Active anting in captive Cape White-eyes *Zosterops pallidus*. *Ibis* 146, 360–362.
55. Mahler, B., Lopez, N.I., Di Giacomo, A.G., and Reboreda, J.C. (2010). Increased plumage darkness of female Shiny Cowbirds *Molothrus bonariensis* in the subtropics: an adaptation to bacterial degradation? *Ibis* 152, 775–781.
56. Martin-Platero, A.M., Valdivia, E., Ruiz-Rodriguez, M., Soler, J.J., Martin-Vivaldi, M., Maqueda, M., and Martinez-Bueno, M. (2006). Characterization of antimicrobial substances produced by *Enterococcus faecalis* MRR 10-3, isolated from the uropygial gland of the hoopoe (*Upupa epops*). *Appl. Environ. Microbiol.* 72, 4245–4249.
57. Martin-Vivaldi, M., Ruiz-Rodriguez, M., Jose Soler, J., Manuel Peralta-Sanchez, J., Mendez, M., Valdivia, E., Manuel Martin-Platero, A., and Martinez-Bueno, M. (2009). Seasonal, sexual and developmental differences in hoopoe *Upupa epops* preen gland morphology and secretions: evidence for a role of bacteria. *J. Avian Biol.* 40, 191–205.

58. Martiny, J.B.H., Bohannon, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., et al. (2006). Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nat. Rev. Microbiol.* *4*, 102–112.
59. McGraw, K.J., Nolan, P.M., and Crino, O.L. (2006). Carotenoid accumulation strategies for becoming a colourful House Finch: analyses of plasma and liver pigments in wild moulting birds. *Funct. Ecol.* *20*, 678–688.
60. Moller, A.P., Czirjak, G.A., and Heeb, P. (2009). Feather micro-organisms and uropygial antimicrobial defences in a colonial passerine bird. *Funct. Ecol.* *23*, 1097–1102.
61. Moller, A.P., Erritzoe, J., and Tottrup Nielsen, J. (2010). Predators and microorganisms of prey: goshawks prefer prey with small uropygial glands. *Functional Ecology* *24*, 608–613.
62. Moller, A.P., Peralta-Sanchez, J.M., Nielsen, J.T., Lopez-Hernandez, E., and Soler, J.J. (2012). Goshawk prey have more bacteria than non-prey. *J. Anim. Ecol.* *81*, 403–410.
63. Moreno-Rueda, G. (2010). Uropygial gland size correlates with feather holes, body condition and wingbar size in the house sparrow *Passer domesticus*. *J. Avian Biol.* *41*, 229–236.
64. Moreno-Rueda, G. (2011). House Sparrows *Passer domesticus* with larger uropygial glands show reduced feather wear. *Ibis* *153*, 195–198.
65. Moyer, B.R., and Wagenbach, G.E. (1995). Sunning by Black Noddies (*Anous minutus*) may kill chewing lice (*Quadraceps hopkinsi*). *AUK* *112*, 1073–1077.
66. Moyer, B.R., Rock, A.N., and Clayton, D.H. (2003). Experimental test of the importance of preen oil in rock doves (*Columba livia*). *AUK* *120*, 490–496.
67. Muza, M.M., Burt, E.H., and Ichida, J.M. (2000). Distribution of bacteria on feathers of some eastern North American birds. *Wilson Bull.* *112*, 432–435.
68. Onifade, A.A., Al-Sane, N.A., Al-Musallam, A.A., and Al-Zarban, S. (1998). A review: Potentials for biotechnological applications of keratin-degrading microorganisms and their enzymes for nutritional improvement of feathers and other keratins as livestock feed resources. *Bioresour. Technol.* *66*, 1–11.
69. Ozawa, T., and Yamaguchi, M. (1986). Fractionation and Estimation of Particle-Attached and Unattached *Bradyrhizobium-Japonicum* Strains in Soils. *Appl. Environ. Microbiol.* *52*, 911–914.
70. Pap, P.L., Tokolyi, J., and Szep, T. (2005). Frequency and consequences of feather holes in Barn Swallows *Hirundo rustica*. *Ibis* *147*, 169–175.
71. Pap, P.L., Czirjak, G.A., Vagasi, C.I., Barta, Z., and Hasselquist, D. (2010). Sexual dimorphism in immune function changes during the annual cycle in house sparrows. *Naturwissenschaften* *97*, 891–901.

72. Partridge, L., and Harvey, P. (1985). Evolutionary Biology - Costs of Reproduction. *Nature* 316, 20–20.
73. Peele, A.M., Burt, E.H., Schroeder, M.R., and Greenberg, R.S. (2009). Dark Color of the Coastal Plain Swamp Sparrow (*melospiza Georgiana Nigrescens*) May Be an Evolutionary Response to Occurrence and Abundance. *AUK* 126, 531–535.
74. Peralta-Sanchez, J.M., Møller, A.P., and Soler, J.J. (2011). Colour composition of nest lining feathers affects hatching success of barn swallows, *Hirundo rustica* (Passeriformes: Hirundinidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 102, 67–74.
75. Potter, E. (1970). Anting in Wild Birds, Its Frequency and Probable Purpose. *AUK* 87, 692–8.
76. Potter, E., and Hauser, D. (1974). Relationship of Anting and Sunbathing to Molting in Wild Birds. *AUK* 91, 537–563.
77. Price, D.L., Hough-Golstein, J., and Smith, M.T. (2003). Biology, rearing, and preliminary evaluation of host range of two potential biological control agents for mile-a-minute weed, *Polygonum perfoliatum* L. *Environ. Entomol.* 32, 229–236.
78. Ramnani, P., Singh, R., and Gupta, R. (2005). Keratinolytic potential of *Bacillus licheniformis* RG1: structural and biochemical mechanism of feather degradation. *Can. J. Microbiol.* 51, 191–196.
79. Rayner, J. (1988). The Evolution of Vertebrate Flight. *Biol. J. Linnean Soc.* 34, 269–287.
80. Reneerkens, J., Piersma, T., and Damste, J.S.S. (2002). Sandpipers (Scolopacidae) switch from monoester to diester preen waxes during courtship and incubation, but why? *Proc. R. Soc. B-Biol. Sci.* 269, 2135–2139.
81. Reneerkens, J., Versteegh, M.A., Schneider, A.M., Piersma, T., and Burt, E.H. (2008). Seasonally changing preen-wax composition: Red Knots' (*Calidris canutus*) flexible defense against feather-degrading bacteria? *AUK* 125, 285–290.
82. Roulin, A. (2007). Melanin pigmentation negatively correlates with plumage preening effort in barn owls. *Funct. Ecol.* 21, 264–271.
83. Ruiz-Rodríguez, M., Valdivia, E., Soler, J.J., Martín-Vivaldi, M., Martín-Platero, A.M., and Martínez-Bueno, M. (2009). Symbiotic bacteria living in the hoopoe's uropygial gland prevent feather degradation. *J Exp Biol* 212, 3621–3626.
84. Saag, P., Tilgar, V., Maend, R., Kilgas, P., and Maegi, M. (2011a). Plumage Bacterial Assemblages in a Breeding Wild Passerine: Relationships with Ecological Factors and Body Condition. *Microb. Ecol.* 61, 740–749.
85. Saag, P., Maend, R., Tilgar, V., Kilgas, P., Maegi, M., and Rasmann, E. (2011b). Plumage bacterial load is related to species, sex, biometrics and fledging success in co-occurring cavity-breeding passerines. *Acta Ornithol.* 46, 191–201.

86. Saag, P., Kilgas, P., Maegi, M., Tilgar, V., and Maend, R. (2012). Inter-annual and body topographic consistency in the plumage bacterial load of Great Tits. *J. Field Ornithol.* 83, 94–100.
87. Saranathan, V., and Burt, E.H. (2007). SUNLIGHT ON FEATHERS INHIBITS FEATHER-DEGRADING BACTERIA. *The Wilson Journal of Ornithology* 119, 239–245.
88. Selje, N., and Simon, M. (2003). Composition and dynamics of particle-associated and free-living bacterial communities in the Weser estuary, Germany. *Aquat. Microb. Ecol.* 30, 221–237.
89. Serra, L., Griggio, M., Licheri, D., and Pilastro, A. (2007). Molt speed constrains the expression of a carotenoid-based sexual ornament. *J. Evol. Biol.* 20, 2028–2034.
90. Shawkey, M.D., and Hill, G.E. (2006). Significance of a basal melanin layer to production of non-iridescent structural plumage color: evidence from an amelanotic Steller's jay (*Cyanocitta stelleri*). *J. Exp. Biol.* 209, 1245–1250.
91. Shawkey, M.D., Pillai, S.R., and Hill, G.E. (2003). Chemical warfare? Effects of uropygial oil on feather-degrading bacteria. *J. Avian Biol.* 34, 345–349.
92. Shawkey, M.D., Mills, K.L., Dale, C., and Hill, G.E. (2005). Microbial diversity of wild bird feathers revealed through culture-based and culture-independent techniques. *Microb. Ecol.* 50, 40–47.
93. Shawkey, M.D., Pillai, S.R., Hill, G.E., Siefferman, L.M., and Roberts, S.R. (2007). Bacteria as an Agent for Change in Structural Plumage Color: Correlational and Experimental Evidence. *The American Naturalist* 169, S112–S121.
94. Shawkey, M.D., Pillai, S.R., and Hill, G.E. (2009). Do feather-degrading bacteria affect sexually selected plumage color? *Naturwissenschaften* 96, 123–128.
95. Simmons, K.E.L. 1986. *The Sunlit behavior of birds: a guide for ornithologists*. Bristol Ornithological Club, Bristol, United Kingdom.
96. Soini, H.A., Schrock, S.E., Bruce, K.E., Wiesler, D., Ketterson, E.D., and Novotny, M.V. (2007). Seasonal variation in volatile compound profiles of preen gland secretions of the dark-eyed junco (*Junco hyemalis*). *J. Chem. Ecol.* 33, 183–198.
97. Soler, J.J., Martin-Vivaldi, M., Ruiz-Rodriguez, M., Valdivia, E., Martin-Platero, A.M., Martinez-Bueno, M., Peralta-Sanchez, J.M., and Mendez, M. (2008). Symbiotic association between hoopoes and antibiotic-producing bacteria that live in their uropygial gland. *Funct. Ecol.* 22, 864–871.
98. Staddon, W.J., Trevors, J.T., Duchesne, L.C., and Colombo, C.A. (1998). Soil microbial diversity and community structure across a climatic gradient in western Canada. *Biodivers. Conserv.* 7, 1081–1092.
99. Stettenheim, P. R. (1976): *Proc 16th Int Ornithol Congr*: 385-401

100. Stettenheim, P.R. (2000). The integumentary morphology of modern birds - An overview. *Am. Zool.* 40, 461–477.
101. Strompfova, V., Laukova, A., and Mudronova, D. (2003). Effect of bacteriocin-like substance produced by *Enterococcus faecium* EF55 on the composition of avian gastrointestinal microflora. *Acta Vet. BRNO* 72, 559–564.
102. Swaddle, J.P., and Witter, M.S. (1997). The effects of molt on the flight performance, body mass, and behavior of European starlings (*Sturnus vulgaris*): An experimental approach. *Can. J. Zool.-Rev. Can. Zool.* 75, 1135–1146.
103. Wade, M.J., Shuster, S.M., and Demuth, J.P. (2003). Sexual selection favors female-biased sex ratios: The balance between the opposing forces of sex-ratio selection and sexual selection. *Am. Nat.* 162, 403–414.
104. Walsberg, G. (1983). Coat Color and Solar Heat Gain in Animals. *Bioscience* 33, 88–
105. Whittaker, D.J., Richmond, K.M., Miller, A.K., Kiley, R., Burns, C.B., Atwell, J.W., and Ketterson, E.D. (2011). Intraspecific preen oil odor preferences in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behav. Ecol.* 22, 1256–1263.
106. Williams, E.V., and Swaddle, J.P. (2003). Moulting, flight performance and wingbeat kinematics during take-off in European starlings *Sturnus vulgaris*. *J. Avian Biol.* 34, 371–378.
107. Wood, M. (1995). A Mechanism of Aluminum Toxicity to Soil Bacteria and Possible Ecological Implications. *Plant Soil* 171, 63–69.
108. Zink, R. M., and J. V. Remsen, Jr. 1986. Evolutionary processes and patterns of geographic variation in birds. Pages 1–69 in *Current Ornithology*, vol. 4 (R. F. Johnston, Ed.). Plenum Press, New York.

Přílohy

Tabulka 1. Seznam bakterií nalezených v peří u volně žijících ptáků. 2. sloupec znázorňuje, zda bakterie produkuje (+) nebo neprodukuje(-) bakteriociny. 3. sloupec znázorňuje keratinolytickou aktivitu dané bakterie: bakterie mající tuto aktivitu (+) a bakterie u kterých tato aktivita nebyla detekována(-).

| Druh bakterie | produkce bakteriocinů | keratinolytická aktivita |
|--------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------------|
| <i>Arthrobacter agilis</i> | - | - |
| <i>Arthrobacter ilicis</i> | - | + |
| <i>Bacillus anthracis</i> | - | - |
| <i>Bacillus cereus</i> | + | - |
| <i>Bacillus licheniformis</i> | + | + |
| <i>Bacillus megaterium</i> | - | + |
| <i>Bacillus pumilus</i> | + | + |
| <i>B. subtilis</i> | + | + |
| <i>Bacillus thuringiensis</i> | + | + |
| <i>Brevibacterium epidermidis</i> | - | - |
| <i>Brevibacterium iodinum</i> | - | - |
| <i>Dermaococcus nishinomiyaensis</i> | - | - |
| <i>Enterococcus faecalis</i> | + | + |
| <i>Flavimonas oryzae</i> | - | - |
| <i>Kocuria kristinae</i> | - | - |
| <i>Kocuria rhizophila</i> | - | + |
| <i>Kocuria rosea</i> | - | + |
| <i>Micrococcus nishinomyaensis</i> | - | + |
| <i>Micrococcus lylae</i> | - | - |
| <i>Paenibacillus apiarius</i> | - | - |
| <i>Pseudomonas fulva</i> | - | + |
| <i>Pseudomonas pseudoalcaligenes</i> | - | - |
| <i>Pseudomonas putida</i> | - | - |
| <i>Pseudomonas stutzeri</i> | - | + |
| <i>Rothia amarae</i> | - | - |
| <i>Staphylococcus arlettae</i> | - | - |
| <i>Staphylococcus epidermidis</i> | + | + |
| <i>Staphylococcus hemolyticus</i> | - | + |
| <i>Staphylococcus hominis</i> | + | + |
| <i>Staphylococcus kloosii</i> | - | - |
| <i>Staphylococcus warneri</i> | + | - |
| <i>Streptomyces halstedii</i> | - | - |

Tabulka 2. Shrnutí efektu zvýšeného množství PDB v peří ptáků na ptačí fenotyp

(+pozitivní korelace mezi množstvím PDB a silou fenotypového projevu; 0 efekt nebyl prokázán; – negativní korelace). Seznam studií: a) Peele et al. 2009, b) Mahler et al. 2010, c) Shawkey et al. 2007, d) Gunderson et al. 2009, e) Rouiz-de-Castaeda et al. 2011, f) Moller et al. 2009, g) Martin-Vivaldi et al. 2009, h) Reneerkens et al. 2008, ch) Ruiz-Rodriguez et al. 2009, i) Lucas et al. 2005, j) Moller et al. 2012

| Fenotyp | Studie | Efekt zvýšeného množství PDB v peří | Biotop | Zkoumaný druh |
|--|--------|--|-----------|--|
| polymorfismus v melaninovém zbarvení | a | + | tropy | strnadec mokřadní (<i>Melospiza georgiana</i>) |
| | a | 0 | mírný pás | strnadec mokřadní (<i>Melospiza georgiana</i>) |
| | b | 0 | mírný pás | samice vlhovce modrolesklého (<i>Molothrus bonariensis</i>) |
| | b | 0 | subtropy | samice vlhovce modrolesklého (<i>Molothrus bonariensis</i>) |
| úroveň exprese barevných ornamentů peří | c | + | subtropy | salašník modrý (<i>Sialia sialis</i>) |
| | d | + | subtropy | samice salašníka modrého (<i>Sialia sialis</i>) |
| | d | 0 | subtropy | samci salašníka modrého (<i>Sialia sialis</i>) |
| | e | + | subtropy | lejsek černohlavý (<i>Ficedula hypoleuca</i>) |
| velikost uropygygiální žlázy | f | - | mírný pás | vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>) |
| | g | + | subtropy | dudek chocholatý (<i>Upupa epops</i>) a dudkovec stromový (<i>Phoeniculus purpurem</i>) |
| chem.slož.urop.žlázy | h | 0 | mírný pás | jespák rezavý (<i>Calidris canutus</i>) |
| <i>Enterococcus faecalis</i> a jeho bakteriociny | ch | - | subtropy | dudek chocholatý (<i>Upupa epops</i>) |
| | g | - | subtropy | dudek chocholatý (<i>Upupa epops</i>) a dudkovec stromový (<i>Phoeniculus purpurem</i>) |
| investice do údržby opeření | i | - | mírný pás | špaček obecný (<i>Sturnus vulgaris</i>) |
| letové schopnosti = náchylnost k predaci ptačím predátorem | j | - | mírný pás | jestřáb lesní (<i>Accipiter gentilis</i>) a jeho kořist: holub hřivnáč (<i>Columba palumbus</i>), sojka obecná (<i>Garrulus glandarius</i>), kos černý (<i>Turdus merula</i>) |
| socialita druhu (resp. velikost kolonie) | f | + | mírný pás | vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>) |

Tabulka 3. Shrnutí obranných mechanismů, které byly testovány na potlačení množství PDB v ptačím peří, jejich prokázané efekty : 0 efekt nebyl prokázán; – docházelo k redukci PDB v peří). Seznam studií: a) Goldstein et al. 2004, b) Gunderson et al. 2008, c) Shawkey et al. 2003, d)Giraudeau et al. 2013 , e) Czirják et al. 2013, f) Moyer et al. 2003, g) Giraudeau et al. 2010, h)Jacob et al. 1997, ch) Ruiz-Rodriguez et al. 2009, i) Lunt et al. 2004, j) Burt et al. 1999, k) Peralta - Sanchez et al. 2011, l) Muza et al. 2000, m)Saranathan and Burt 2007

| Obranný mechanismus | Studie | Efekt na množství PDB v peří | Biotop | Zkoumaný druh |
|--|--------|------------------------------|----------------------|--|
| depozice melaninů | a | - | subtropy | kur bakvinský domácí (<i>Gallus gallus domesticus</i>) |
| | b | - | subtropy | husa velká (<i>Anser anser</i>) |
| sekrety uropygiální žlázy | c | - | subtropy | hýl mexický (<i>Carpodacus mexicanus</i>) |
| | d | 0 | subtropy/mírný pás | kachna divoká (<i>Anas platyrhynchos</i>) |
| | e | 0 | mírný pás | vrabec domácí (<i>Passer domesticus</i>) |
| | f | - | subtropy | holub skalní (<i>Columba livia</i>) |
| | g | - | subtropy/mírný pás | kachna divoká (<i>Anas platyrhynchos</i>) |
| | h | - | tropy | terej bílý (<i>Morus bassanus</i>) |
| tvorba bakteriocinů druhu <i>Enterococcus</i> spp. v uropyg. žláze | ch | - | subtropy | dudek chocholatý (<i>Upupa epops</i>) |
| namravenčování (anting) | i | - | subtropy | kruhočko kapské (<i>Zosterops pallidus</i>) |
| pelichání | j | - | subtropy a mírný pás | 83 druhů ptáků |
| | g | 0 | subtropy/mírný pás | kachna divoká (<i>Anas platyrhynchos</i>) |
| výběr hnízdního materiálu - melanizovaná pera | k | - | mírný pás | vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>) |
| - nemelanizovaná pera | k | 0 | mírný pás | vlaštovka obecná (<i>Hirundo rustica</i>) |
| slunění | j | - | subtropy a mírný pás | 83 druhů ptáků |
| | l | - | subtropy | 18 druhů pěvců, 75 jedinců |
| | m | - | neudán | husa velká (<i>Anser anser</i>) |